De kleurvariëteiten van Planorbis corneus (L.)

door

J. van Dalsum

De genetische basis van de kleurvariëteiten.

Hoewel zeer schaars, zijn naast de gewone vorm, van een vrij groot aantal vindplaatsen in Europa, twee kleurvariëteiten van Planorbis corneus (L.) bekend, n.l. var. albina Moq. Tand. met een wit huisje, doch een normaal zwart gepigmenteerd dier en var. rubra (Oldh.?), die een normaal bruin gekleurd huisje, doch een zwak gepigmenteerd dier heeft, dat rood of grauw-rood gekleurd is, doordat het rode bloed door de weefsels heenschemert.

Oldham (1928) toonde door kruising van typica × rubra en typica × albina aan, dat deze variaties erfelijk zijn vastgelegd en de wetten van Mendel volgen, waarbij de gepigmenteerde vormen dominant zijn over de ongepigmenteerde. Zoals toen te verwachten was, kreeg hij door kruising van rubra × albina een F_1-generatie die niet van de normale vorm te onderscheiden was, n.l. zwarte dieren met bruine huisjes. Deze leverden een F_2 op die, behalve typica, rubra en albina, ook nog een geheel nieuwe vorm omvatte, met wit huisje en rood dier, die hij var. pyrrholeuca noemde. Deze laatste vorm is homozygoot recessief voor beide kleurfactoren en Oldham meende dat hij een volledig albinotische vorm had gekweekt.

Boettger (1932) toonde later aan dat de kwestie in werkelijkheid ingewikkelder is, doordat er meer kleurfactoren in het spel zijn, dan er in Oldham's materiaal aanwezig waren. De dieren van de varr. rubra en pyrrholeuca zijn niet albinotisch, maar pigmentarm. Hun huid is nog in staat een geringe hoeveelheid pigment te vormen; en wel meer pigment naarmate de temperatuur waaronder de dieren opgroeien lager is. Maar de

pigmentarmoede als zodanig is wel degelijk erfelijk vastgelegd, want door extreem lage temperaturen konden uit **rubra**'s nooit geheel zwarte dieren gekweekt worden en **typica**-exemplaren ondervonden van hoge temperaturen geen enkele invloed op hun pigmentatie. Er zij hier nog op gewezen, dat Oldham van zijn **pyrrholeuca**'s zeer beslist zegt dat de ogen zwart waren. Aangezien de ogen van Gastropoden van ectodermale oorsprong zijn, behoren deze bij echte albino's dus ook ongepigmenteerd te zijn.

Daarnaast kende Boettger echter ook een vorm met een wit huisje en een zuiver albinotisch dier; dus met volkomen ongepigmenteerde huid en rode ogen. Deze waren veel helderder rood dan zijn **rubra**-dieren. Hij kocht ze in 1907 van een aquariumhandelaar, die ze uit Berlijn had betrokken, terwijl de verdere herkomst onbekend was. M. Ziegeler vond ze echter een jaar eerder in de Tegeler See, bij Berlijn. Verdere vondsten van deze vorm, waarvoor ik de naam **erythraea** nov. var. voorstel, zijn niet bekend.

Boettger verrichtte de volgende kruisingen, waarbij hij helaas geen getallen geeft van zijn resultaten; vermoedelijk omdat in zijn culturen meestal een vrij grote sterfte van jonge dieren optreedt:

Typica × **rubra** leverde een F_1 die niet van **typica** te onderscheiden was en een F_2 van **typica** en **rubra**. Dus hetzelfde resultaat als Oldham kreeg.

Albina × **rubra** mislukte, aangezien zijn enige **albina**-exemplaar spoedig dood ging, evenals een kleine F_1 die uit deze kruising ontstaan was. Deze F_1-diertjes zagen er echter geheel als **typica**'s uit, overeenkomstig Oldham's resultaten.

Typica × **erythraea** gaf een F_1 die niet van **typica** verschilde en een F_2 die naast veel **typica**- ook enkele **erythraea**-exemplaren bevatte.

Rubra × **erythraea** gaf een F_1 die niet te onderscheiden was van **rubra** en een F_2 die uit veel **rubra**'s en enige **erythraea**'s bestond.

Hieruit blijkt dat er niet één paar, maar een serie van drie allelen is, die de kleur van het dier beheerst; n.l. A_1 voor zwart dier, A_2 voor pigmentarm dier en A_3 voor pigmentloos dier. Hiervan is A_1 dominant over A_2 en A_3, terwijl A_2 op zijn beurt domninant is over A_3. Dit is dus een gewoon geval van een multipele factor.

Nemen we daarnaast een allelen-paar $B > b$ aan voor de kleur van het huisje, dat onafhankelijk van A overerft, dan klopt de zaak niet. Wel komen dan de kruisingen van Oldham uit; maar bij Boettger's kruising van **typica** × **erythraea** hadden dan in de F_2, naast **typica** en **erythraea**, ook **albina** en een nieuwe vorm, met bruin huisje en zuiver albinotisch dier, moeten optreden. Bij kruising van **rubra** × **erythraea** hadden dan, naast deze beide vormen, in de F_2 ook **pyrrholeuca** en genoemde nieuwe vorm aanwezig moeten zijn.

Boettger verklaart dit als volgt: Zowel de kleur van het dier als van het huisje worden beheerst door een allelenreeks, $A_1 > A_2 > A_3$. Dit

verklaart de kruisingsresultaten van typica × **rubra**, **typica** × **erythraea** en **rubra** × erythraea. Daarnaast treedt een „Kontrollefaktor" B>b op, die de verdeling van het pigment beheerst. Is deze factor in dominante vorm aanwezig, dan merken we er niets van, zoals in de zojuist genoemde kruisingen. Is hij echter in homozygoot recessieve vorm aanwezig, dan beperkt hij de pigmentering, door A_1 of A_2 veroorzaakt, tot het dier en is het huisje dus wit. Bij A_3 is er geen pigment, dus is er ook niets te beperken en is het huisje altijd wit, onafhankelijk van het feit of de Kontrollefaktor dominant of recessief is.

Hierdoor kloppen zijn kruisingsresultaten inderdaad vrij goed. Echter zijn er tegen deze verklaring drie bezwaren aan te voeren:

1. Wanneer de allelenreeks zowel het huisje als het dier beïnvloedt, waarom zijn er dan bij het dier drie pigmenteringen te onderscheiden en bij het huisje slechts twee? M.a.w. waarom is het huisje van var. **rubra** volledig gepigmenteerd en niet te onderscheiden van typica-huisjes, i.p.v. pigmentarm zoals het dier zelf?

2. Zou de Kontrollefaktor alleen in homozygoot recessieve vorm een beperkende invloed op A_1 en A_2 uitoefenen en niet in dominante vorm. Dat betekent niets anders dan dat A_1 en A_2 kryptomeer zijn t.o.v. b b. Maar niet in hun geheel zoals bij normale kryptomerie, doch A_1 en A_2 moeten, als uitvloeisel van zijn verklaring, een complex karakter hebben. Hun ene deel, dat het huisje kleurt, gedraagt zich kryptomeer t.o.v. b b, hun andere deel, dat het dier pigmenteert, niet. Maar daarmee zijn we er nog niet, want hoewel B o e t t g e r het helemaal niet als zodanig herkent, volgt uit zijn verklaring dat B op zijn beurt weer kryptomeer is t.o.v. A_3. Dit zou dus een geval van wederzijdse en partiële kryptomere beïnvloeding van twee stellen allelen zijn, een verschijnsel waarvan voor zover ik weet geen parallel bekend is. Maar het is duidelijk dat hij zelf deze consequenties van zijn zeer vaag gestelde verklaring niet eens beseft.

3. Is deze zeer gewrongen verklaring geheel overbodig, omdat er een andere veel eenvoudiger verklaring is, die al deze bezwaren niet heeft en volkomen met de feiten in overeenstemming is:

De allelenreeks $D_1>D_2>D_3$ bepaalt alleen de kleur van het dier op de boven beschreven wijze (er worden nu andere letters gebruikt om verwarring te voorkomen). Daarnaast is een allelen-paar H>h aanwezig, dat de kleur van het huisje bepaalt. Deze factor H is echter kryptomeer en kan alleen tot uiting komen wanneer D_1 of D_2 aanwezig is, doch niet wanneer slechts D_3 aanwezig is.

Nu is direct te begrijpen waarom bij kruising van typica of **rubra** met **erythraea** niet de nieuwe vorm met bruin huisje en volkomen albinotisch dier optreedt. Deze zou immers de formule D_3 D_3 H H hebben; doch dan kan H door kryptomerie niet tot uiting komen en het huisje is dus wit, ondanks de dominante H-factor. Hoewel deze vorm genetisch bestaan-

baar is, zal hij in uiterlijk niet van erythraea verschillen. De exemplaren waarmee Boettger werkte behoren ook tot deze vorm en waren geen genetisch zuivere erythraea's. Immers indien ze recessief of heterozygoot voor H waren geweest, dan zou in de F_2-generatie van de kruising met typica of rubra resp. D_1 D_1 h h (albina) of D_2 D_2 h h (pyrrholeuca) hebben moeten optreden. Hadden de erythraea's van Boettger daarentegen tot formule D_3 D_3 H H, dan konden er bij kruising met typica of rubra, die ook beide dominant zijn voor H, nooit witte huisjes in combinatie met sterk of zwak gepigmenteerde dieren ontstaan, wat in overeenstemming met zijn resultaten is.

Ook over het mechanisme van de kryptomerie kunnen we veronderstellingen maken: De pigmenten van de huid worden daar ter plaatse gevormd. De pigmenten van het huisje worden, evenals het huisje zelf, afgescheiden door klieren van de mantelrand. Wanneer we aannemen dat het pigment van het huisje niet door deze klieren gevormd, maar alleen uitgescheiden wordt; terwijl het schelppigment evenals het huidpigment in de hele huid gevormd wordt en uit dit laatste ontstaat, dan is de kryptomerie gemakkelijk te verklaren:

De factor D bepaalt hoeveel pigment de huid kan maken, n.l. veel, weinig of niets. Uit deze voorraad betrekken de schelpklieren onder invloed van factor H hun pigment — mits H in dominante vorm aanwezig is — en geven dit, eventueel na verdere chemische omzettingen, af aan de schelp. De hoeveelheid pigment die ze aan de voorraad onttrekken en aan het huisje afgeven, is alleen afhankelijk van H en niet van de aanwezige voorraad. Dus ook het rubra-huisje zal volledig gepigmenteerd zijn. Is H daarentegen in homozygoot recessieve vorm aanwezig, dan zijn de schelpklieren niet in staat om pigment aan de voorraad te onttrekken. Alle pigment blijft dan in de huid en het huisje is wit (varr. albina en pyrrholeuca). Het pigment dat er — na aftrek voor het huisje — nog overblijft, zal in de huid achterblijven en de kleur hiervan bepalen. In de huid zal zich dus uitsluitend de invloed van de D-factoren en van de temperatuur op de pigmentatie afspiegelen. Dat we van die temperatuurinvloed bij het zwarte dier niets merken, zou dan komen doordat D_1, ondanks de hoogste temperaturen, altijd nog aanleiding geeft tot de vorming van zoveel pigment, dat er na aftrek van de schelp, nog voldoende overblijft om het dier geheel zwart te kleuren. Bij het pigmentarme dier (varr. pyrrholeuca en rubra) zien we die temperatuurinvloed echter zeer duidelijk, zoals Boettger naar aanleiding van zijn proeven beschrijft.

Factor D_3 van de erythraea-vorm ontzegt de huid elk vermogen om pigment te vormen. Hier kan de temperatuur dan ook geen invloed uitoefenen. Het huisje heeft wel voorrang bij de pigmentverdeling, maar er is niets te verdelen. Daarom blijft het huisje wit, ook al is H in dominante

vorm aanwezig. Hier treedt dus het kryptomere karakter van H naar voren.

We hebben voor deze verklaring twee dingen aangenomen, n.l.:

1. Dat het schelppigment niet in de pigmentklieren, maar in de huid gevormd wordt en niets anders is dan, of althans gevormd wordt uit, het huidpigment of zijn grondstoffen.

2. Dat dit pigment, of zijn grondstoffen, vanuit de gehele huid naar de schelpklieren getransporteerd wordt, wat een logisch uitvloeisel van 1 is.

Dit is hypothetisch, maar er zijn wel enige aanwijzingen die deze opvatting steunen:

Boettger vond n.l. dat van jonge rubra's die in de kou opgekweekt waren en onder hoge temperatuur gebracht werden, de dieren na enige dagen van vrij sterk gepigmenteerd vele helderder rood werden. Bij volwassen dieren gelukte dit „ophelderen" echter niet. Dit is in bovenstaand schema gemakkelijk te verklaren: Wanneer we Planorbis plotseling onder veel gunstiger condities brengen, dan gaat hij niet eenvoudig wat harder groeien, maar vormt in een paar dagen een heel groot nieuw stuk aan zijn schaal en is pas daarna aan zijn nieuwe omstandigheden aangepast, met een normaal versnelde groei. Dat zullen ook Boettger's rubra's gedaan hebben. Doch voor dat nieuwe schelpsegment was veel pigment nodig, wat niet zo gauw bijgevormd kon worden. Dus werd de reservevoorraad in de huid duchtig aangesproken. Volwassen exemplaren groeien niet meer als reactie op uitwendige invloeden en veranderen dus niet meer van kleur.

Omgekeerd, bij sterke temperatuurdaling werden de rubra's volgens Boettger veel donkerder. Dit komt doordat de schelpvorming niet eenvoudig wat langzamer gaat, maar bij lage temperatuur geheel ophoudt; waardoor een z.g. groeistreep ontstaat. Er wordt dan geen pigment meer in de schelp afgezet, terwijl de pigmentproductie in de huid doorgaat. In de natuur vinden deze processen — maar geleidelijker — resp. in voorjaar en najaar plaats.

Het is dus inderdaad waarschijnlijk, dat het reeds in de huid afgezette pigment later weer gemobiliseerd en getransporteerd kan worden. Nadere proeven en histologisch onderzoek zouden hiervoor het definitieve bewijs moeten leveren.

Wellicht is ook het verschil in pigmentering van dieren, die bij constant hoge temperatuur gekweekt worden (helder rood), met die van dieren die bij constant lage temperatuur gekweekt worden (vuil rood), niet te wijten aan een temperatuurinvloed op de pigmentvorming, dus op de werking van factor D, zoals Boettger meent, maar uitsluitend een gevolg van de snellere groei van het huisje bij hogere temperatuur, waardoor hogere eisen aan de pigmentvoorraad van de huid worden gesteld en een lagere evenwichtstoestand wordt bereikt. Het merkwaardige in

B o e t t g e r 's verklaring is immers dat juist bij lagere temperatuur de pigmentvorming sneller zou plaats vinden, terwijl alle levensprocessen bij lagere temperatuur juist langzamer verlopen.

Een ding blijft onverklaard, n.l. waarom de pyrrholeuca-dieren gemiddeld niet donkerder zijn dan **rubra**'s, die onder dezelfde temperatuur zijn opgegroeid, hoewel hun pigmentvorming door dezelfde pigmentfactor (D_2) wordt beheerst, terwijl er bij de eerste niet en bij de tweede wel een deel van het gevormde pigment aan de schelp wordt afgestaan.

Voor de ogen moeten we aannemen dat het daarin afgezette pigment niet meer gemobiliseerd en getransporteerd kan worden ten behoeve van de pigmentering van het huisje. Deze gaan voortdurend door met pigmentvorming en alle gevormde pigment blijft daar ter plaatse. Ook bij pigmentarme dieren (varr. **pyrrholeuca** en **rubra**) zal het pigment in de ogen zich dus ophopen, en zullen de ogen zwart zijn.

Het voorkomen van de kleurvariëteiten in de natuur.

B o e t t g e r (1932) geeft een opsomming van alle hem bekende vindplaatsen over heel Europa, waarbij hij ook de aquariumliteratuur doorwerkte. Hieruit zien we dat varr. **albina** en **rubra** wijd verspreid, maar zeer sporadisch, voorkomen.

Var. **rubra** werd in ons land het eerst gepubliceerd door den schrijver r a r d in 1926 te Oegstgeest en later door J. B. H e n r a r d bij Leiden en opnieuw bij Oegstgeest (H e n r a r d, 1936). Ook anderen verzamelden deze var. enige malen op nog niet gepubliceerde vindplaatsen.

Var. **rubra** werd voor ons land het eerst gepubliceerd door den schrijver uit Leiden (V a n D a l s u m, 1946), doch was naar hij later vernam reeds eerder door anderen gevonden.

Beide vormen zullen echter bij voorgezet onderzoek wellicht niet zo zeldzaam blijken te zijn.

M. Z i e g e l e r vond, zoals boven al vermeld is, de var. **erythraea** in de Tegeler See bij Berlijn. Dit is, behalve B o e t t g e r 's exemplaren van onbekende herkomst, de enige bekende vondst van deze variëteit.

Alle kleurvariëteiten zijn dus in de natuur gevonden, behalve var. **pyrrholeuca**, die tot nu toe alleen nog maar door O l d h a m in grote aantallen gekweekt is. Dit laatste is niet zo vreemd, wanneer men bedenkt, dat de varr. **rubra** en **albina** beide zeldzaam zijn. Het is dus wel heel toevallig wanneer beide in één populatie voorkomen, wat voorwaarde is voor het ontstaan van **pyrrholeuca**. Noch O l d h a m, noch B o e t t g e r kenden dan ook zo'n gemengde populatie. 23 Juni 1946 ontdekte ik echter een dergelijke populatie in een slootje langs het Maredijkje te Leiden en 29 October van hetzelfde jaar nog een langs het Zwarte weggetje te Leiden. Maar ook dan is de kans nog niet groot om var. **pyrrholeuca** te vinden. Want waar de kleurvariëteiten kunnen leven, kan ook de gewone

vorm voorkomen en zal daar dan ook vrijwel altijd aanwezig zijn en, omdat hij dominant is, verreweg het grootste percentage van de populatie vormen. Dit was in beide populaties uit Leiden het geval. In de eerste vond ik op honderden normale individuën, slechts 5 albina's en 4 rubra's; in de tweede populatie na geruime tijd zoeken van elk 2 exx., na uit deze populatie enige maanden tevoren reeds 4 rubra's gehaald te hebben.

De kans, dat een rubra en een albina met elkaar copuleren is dus wel erg gering. Gebeurt dit toevallig toch, dan is de kans op het ontstaan van pyrrholeuca's nog maar zeer klein.

Gewoonlijk zal n.l. een populatie van Planorbis corneus, wanneer deze reeds enige jaren bestaat, verzadigd zijn. D.w.z. dat hij het maximale aantal individuën herbergt, dat er in verband met de beschikbare hoeveelheid voedsel en andere milieu-factoren leven kan. Dit brengt met zich mee dat elke slak gedurende zijn hele leven niet meer dan een jong groot kan brengen. Wel legt zij veel meer eieren, die ook grotendeels uitkomen, indien ze niet door andere dieren opgegeten worden, maar onder de jonge slakjes treedt al direct een zeer grote sterfte op. Van het kleine aantal dat overblijft, vallen er gedurende de verdere ontwikkeling steeds meer af, tot er tenslotte maar één geslachtsrijp wordt. Natuurlijk is dit een gemiddelde. De ene slak zal verscheidene jongen groot brengen, terwijl een andere al haar kroost te gronde ziet gaan.

Wanneer de populatie echter niet verzadigd is, dan zal er niet zo'n grote sterfte onder de jonge slakjes optreden en wordt alles groot, voor zover ze niet aan andere ongunstige invloeden te gronde gaan, totdat de populatie verzadigd is.

Hieruit zien we dus dat, wanneer in een verzadigde populatie een albina en een rubra toevallig met elkaar copuleren, van de F_1-generatie, die niet te onderscheiden is van de normale vorm, slechts ± 2 exemplaren in leven zullen blijven (beide ouders leggen eieren!). Deze moeten dan toevallig weer met elkaar copuleren, en niet met andere exemplaren, om pyrrholeuca's op te leveren. Van hun nakomelingschap, die slechts voor $^1/_{16}$ uit pyrrholeuca's bestaat, zullen echter ook slechts ± 2 exemplaren volwassen worden. Dit behoeven dus ook nog lang geen pyrrholeuca's te zijn.

Uit bovenstaande blijkt, dat we redelijkerwijze pyrrholeuca's slechts in onverzadigde populaties mogen verwachten, omdat daarin de sterfte onder de F_1- en F_2-generatie, die ontstaan door copulatie van een albina en een rubra, veel geringer is.

Deze regel, dat we dieren die recessief zijn voor meer dan één factor, eerder zullen aantreffen in onverzadigde dan in verzadigde gemengde populaties van die soort, geldt niet alleen voor Planorbis corneus, maar is van algemene strekking.

Aangezien de pyrrholeuca's recessief zijn voor twee factoren en slechts in zeer kleine aantallen in een populatie optreden, waardoor ze vrijwel

gedwongen worden met een andere vorm te copuleren, zal aan deze vorm, wanneer hij eens ontstaat, geen lang leven beschoren zijn.

Mijn verbazing was dus wel groot toen ik op 5 November 1946, bij voortgezet onderzoek in de populatie aan het Zwarte weggetje te Leiden, 4 exx. van deze variëteit aantrof, naast een **rubra** en 3 albina's. Dit zijn, voor zover bekend, de eerste exemplaren van deze variëteit die in de natuur gevonden zijn. Ze variëren zeer weinig in grootte en zijn nog niet geheel volwassen. Het vermoeden ligt voor de hand, na bovenstaande uiteenzetting over de geringe kans op het ontstaan van deze variëteit, dat allen uit hetzelfde ouderpaar en als resultaat van één copulatie ontstaan zijn; hoewel dit niet strikt noodzakelijk is. Dit is echter te meer waarschijnlijk, omdat verder onderzoek geen nieuwe exemplaren opleverde en alle in een lange smalle sloot, dicht bij elkaar gevonden werden. Als resultaat van die ene copulatie zouden dan minstens $4 \times 16 = 64$ jongen geboren moeten zijn — wanneer we geen rekening houden met de sterfte onder de jonge dieren — wat als resultaat van een dubbele bevruchting zeer goed mogelijk is.

Een dergelijke geringe sterfte onder de jonge exemplaren treedt echter, zoals we boven gezien hebben, alleen in een onverzadigde populatie op en inderdaad was deze populatie onverzadigd. Het jaar tevoren was de sloot n.l. uitgediept, waarbij alle vegetatie en de hele bodemlaag op de wal geworpen werd. Hierdoor kwam het grootste deel van de slakken om, terwijl het volume van de sloot aanzienlijk toenam. De vegetatie had zich dit jaar al weer grotendeels hersteld, dus voedsel was er genoeg. We mogen dus wel aannemen dat de sterfte gering geweest is en de omstandigheden voor het ontstaan van pyrrholeuca's gunstig waren.

De huisjes zijn wit, semitransparant, plaatselijk met een lichtgroen algaanslag en vertonen een of meer smalle, donkere dwarsbanden. Dit zijn groeistrepen, die ontstaan zijn bij tijdelijke stilstand in de groei, door koude of door gedeeltelijke uitdroging van het biotoop. Deze groeistrepen hebben niets met natuurlijke pigmenten te maken, maar zijn waarschijnlijk incrustaties van vuil, ontstaan gedurende een langer verblijf in de modder- en detrituslaag op de bodem van de sloot. Ook op normaal gepigmenteerde huisjes kunnen we deze ringen aantreffen.

Een van de dieren is helder rood, doch heeft evenals de anderen, die meer vuil rood zijn, zwarte ogen. De rode dieren schemeren duidelijk door de witte huisjes heen en geven er een roodachtige weerschijn aan, vooral op de plaats waar het hart ligt, dat men kan zien kloppen. De tentakels zijn kleurloos.

Tenslotte wil ik op deze plaats mijn dank betuigen aan Dr. A. L. Hagedoorn, Dr. J. Th. Henrard en Dr. C. O. van Regteren Altena voor hun hulp bij het tot stand komen van dit artikel.

Literatuur

Boettger, C. R., 1932. Die Farbenvarianten der Posthornschnecke Planorbarius corneus L. und ihre Bedeutung. Zeitschr. Indukt. Abstamm. und Vererbungslehre, vol. 63, pp. 112—153.
Dalsum, J. van, 1946. Corr. bl. Ned. Mal. Ver., no. 26, pp. 156, 160.
Henrard, J. Th., 1936. Over albinisme bij Gastropoden I. Basteria, vol. 1, pp. 20—22.
Oldham, C., 1928. Albinistic varieties of Planorbis corneus (L.). Proc. Mal. Soc. London, vol. 18, pp. 42—44.

Summary

The author communicates the capture of 4 specimens of **Planorbis corneus** (L.) var. pyrrholeuca Oldh. in a narrow shallow ditch near Leiden, Netherlands. This variety differs from the typical form by possessing a white shell and a reddish animal. According to Boettger, the animal is not entirely albinistic, as Oldham supposed, but it possesses a smaller amount of pigment than the typical form, which is due to a genetic factor; the degree of pigmentation is influenced by temperature also.

Boettger also mentions a true albinistic variety with body and eyes entirely unpigmented and a white shell. For this variety the name erythraea nov. var. is proposed.

Boettger's interpretation of the results of his cross-breedings introduces a new element in genetics, which neither seems probable, nor is satisfactory on all points.

According to him the colour of animal and shell is controlled by one series of 3 alleles: strongly-, slightly-, unpigmented. A „Kontrollefaktor" in recessive form would restrict the pigmentation to the animal, causing a white shell; in dominant form it would have no influence on the pigmentation. This means partial cryptomery of the multiple factor, the latter only being visible in the shell if the „Kontrollefaktor" is present in dominant form. Consequently there ought to exist three colours of the shell and three of the animal: Strongly-, slightly- and unpigmented. Boettger does not realize this, for he mentions three colours of the animal, but only two of the shell: strongly- and unpigmented. All of his animals which ought to have a slightly pigmented shell have a strongly pigmented one.

The real interpretation is a different one: A series of three factors $D_1 > D_2 > D_3$ is responsible for the colour of the body only; moreover a pair of alleles $H > h$ provides for the colour of the shell; the latter being cryptomeric and only visible if D_1 or D_2 also is present.

The mechanism of the cryptomery is discussed and a more probable explanation of the influence of temperature on the pigmentation is given.

The reasons are discussed why var. pyrrholeuca is so extremely rare in nature; the specimens mentioned being the first ones that ever have

been found. Hitherto it has only artificially been raised by Oldham. by crossing the varieties **albina** Moq. Tand. and **rubra** Oldham. These reasons are: It is recessive for two characters and the two parent-varieties **albina** and **rubra**, which both are rare, will very seldom be present in the same population, and if so, will be a very small minority against the typical form. Consequently they have but a small chance to copulate. If the population is saturated, as populations of **Planorbis corneus** usually are, averagely from each pair of parent-snails but two of the offspring will grow to maturity (F_1-generation). These two ought to copulate one with the other and not with specimens of other varieties to give rise to an F_2-generation in which **pyrrholeucas** may occur. But of this F_2-generation $^1/_{16}$ of the specimens will be **pyrrholeucas**, whereas averagely only two of them will survive; thus the chance being very small that these two or one of them are **pyrrholeucas**. And if so, this rare variety soon will vanish again in the next generations by crossing with dominant varieties.

In unsaturated populations, however, a pair of parent-snails will raise more than two young ones to maturity. In these circumstances more than two specimens of the F_1- and F_2-generations will survive and the chance of some of them being **pyrrholeucas** will be greater. In fact the population near Leiden mentioned above was unsaturated, as most specimens had perished the year before, when the biotope had been deprived from the greater part of its vegetation and detritus by peasants.

The following rule, which does not only apply to **Planorbis corneus**, but must be of general application, can be formulated: In a population consisting of several genotypes of one species, specimens which are homozygous recessive for two or more characters will have a greater chance to occur when the population is unsaturated than when it is saturated.